

## 2013年度 先端数理科学研究科 博士学位請求論文要旨

## Mathematical and Experimental Study for Waves and Pattern Dynamics:

## Focused on Animal Locomotion and Belousov-Zhabotinsky Reaction

## 波とパターンダイナミクスに関する数理的・実験的研究

## -生物の運動とベローソフ・ジャボチンスキー反応を例にして-

学位請求者 現象数理学専攻

岩本 真裕子

## 研究の問題意識と目的

自然界や我々を取り巻く社会における複雑な現象を理解する上で、本質を抽出し議論できる数理モデルは強力な武器となる。本論文では、現象を理解する糸口として、波と波が作り出すパターンの時空間的ダイナミクスに着目し、数理モデルを用いて現象が起こるメカニズムを解明することを目的とする。自然界で見られる波とパターンのなかでも特に、波パターン自体に機能を持つ場合と、波伝播の結果としてパターンが形成される場合を取り上げる。前者では、様々な要素が複雑に絡み合い作り出される現象のなかで波やパターンがどのように機能しているのかを解明することを目的とし、後者では、パターンが形成されるプロセスとそのメカニズムを解明することを目的とする。それぞれ「生物の運動」と「心臓のスパイラルリエントリ」という2つの非線形現象を例にして議論する。

まず、生物の運動、特に腹足類の這行運動に着目する。生物の運動機構解明に向けた研究は、長い間動物学者や生物学者を中心に進められてきたが、単純な運動様式の運動機構でさえ未だ完全に明らかににはされていない。一方、近年のロボット工学分野では、従来の方法では実装が難しかった柔軟性や環境適応性を求めて生物を模倣したロボットを目指す傾向にある。しかし、明確な運動メカニズムが不在である現状では、生物のように柔軟でタフなロボットを実装することは難しく、生物の動きに関する機構の解明は応用面においても重要な問題である。本研究では、多種多様な運動様式のなかにも共通となる基本的な機構があるという概念のもとに、その共通機構を発見する手段として、単純な運動様式である這行運動に着目する。這行運動は軟体動物など脚を持たない生物の典型的な運動様式の1つであるので、カタツムリやアワビなどの一般的に巻貝と呼ばれる腹足類をモデル生物に選んだ。

腹足類の這行運動に関する先行研究により、運動機構の重要な要素として「筋収縮波の伝播」と「接地面との接触摩擦」が挙げられている。筋収縮波は種固有のパターンを持ち、その波の方向や対称性から4つに分類されている。

接触摩擦については、腹足の一部分を上げて制御するか、もしくは粘液の性質を用いて制御すると考えられている。腹足を上げるメカニズムは動力的には単純であるが、適切なタイミングでの制御が要求され、中枢からの複雑な信号を必要とする。一方、粘液による摩擦制御説はバナナナメクジの粘液が弾性固体と粘性流体の2つの相を持つというデニーの実験に基づくものである。デニーの粘液による摩擦制御説をもとにロボティクスへ応用した研究が報告されているが、そのモデルでは粘液の性質に重点を置いており、生物を記述する上で重要な要素である「柔軟性」が比較的軽視されているため、粘液と筋収縮との相互作用については未だ明らかではない。この分野の研究のほとんどが定性的な観察や実験であるが、近年は定量的な結果も明らかにされてきた。定量的な研究をもとに本質的な要素を記述した数理モデルが今まさに必要とされている。

本研究は、ミミズの這行運動機構で観察される自動的な摩擦制御機構が存在するという観点から、デニーの報告した粘液の動的粘弾性に着目し、柔軟な筋収縮波の伝播と粘液の非線形なレオロジーの相互作用により、効率的な這行運動が実現され得るか明らかにすることを目的とする。研究の遂行にあたっては、先行研究の問題点を踏まえ、定量的な観察から得られた本質的な要素を抽出した数理モデルを提唱する。

次に、心室細動が発生した際に心筋細胞で観察されるスパイラルリエントリに着目する。心室細動は突然死の原因の1つであり、一見健康に見えるスポーツ選手などでも発生することが知られており、近年大きな問題となっている。心室細動が起こった心臓の特徴である心肥大においては、局所的な活動電位持続時間の延長を引き起こし、また、心筋細胞同士を電気的・代謝的に繋ぐギャップ結合の配列を変化させることが報告されている。興奮性が低下した心筋細胞では、ギャップ結合の減少による細胞間の接続の減少が局所的な伝導遅延と途絶の原因となる。これらの心筋細胞に見られる不均一性が活動電位の自発的なスパイラル形成を誘発することが指摘されているが、そのメカニズム

は明らかにされていない。本研究ではこの現象を非一様興奮場における興奮波のスパイラル形成と捉え、興奮波の普遍的な振る舞いとスパイラル形成のメカニズムを解明することを目的とする。研究の遂行にあたっては、Belousov-Zhabotinsky (BZ) 反応をモデル実験系として用いた。

BZ 反応における自発的なスパイラル形成メカニズムとしては、障害物の存在と波の脆弱性が既に指摘されている。しかしながらそのメカニズムは、複数の波の相互作用による機構であり、1つの波のより生成されるスパイラルリエントリの機構を明らかにしたとは言い難い。本研究では、スパイラル形成の原因を明らかにするために、現象を簡素化して考え、心筋細胞の不均一性を、興奮性の不均一性と伝播の不均一性の2つに分類した。この2つの不均一性をBZ反応における反応と拡散の不均一性と捉え、本研究は2種類のBZ反応により2つの不均一な興奮場を実現した。

### 本研究の構成ならびに各章の要約

上述の研究目的を達成するために、本論文では実験と数理モデルの両面から研究を行った。生物の運動に関する研究では、修士論文での実験をもとに、這行運動における本質的な要素を抽出した数理モデルを提案し、そのモデルの数値解析を行う。心臓のスパイラルリエントリに関する研究ではBZ反応による実験を行うとともに、BZ反応に関する既存のモデルを非一様場のモデルへと改良し、数値解析を行う。本論文は、4つの章で構成されている。各章を以下に要約する。

まず第一章は、研究動機や数理モデルに関するイントロダクションおよび波とパターンダイナミクスの様々な現象に関する先行研究のレビューを行う。

第二章では、腹足類の這行運動に関する先行研究のレビューを行い、先行研究と実験結果をもとに這行運動に関する数理モデルを提案する。モデルの構築にあたっては、軟体動物特有の柔軟な筋収縮の記述には自己駆動バネを仮定し、粘液が持つ動的粘弾性特質の記述にはスイッチングパラメータを導入する。既存のモデルに比べて、バネの長さがまわりの環境である粘液によって制限されるという点で、より現実的なモデルとなっている。モデルの数値解析により、柔軟な筋収縮波と粘液の非線形動的粘弾性の相互作用で効率的な運動が実現されることを明らかにし、これまで別のメカニズムで考えられていた2つの運動様式、Direct waveとRetrograde waveが同じメカニズムで理解できるという重要な結果を得た。また、この2つの運動様式は、筋肉の硬さや粘液の降伏値などの性質から決定されている可能

性を示唆した。さらにこの2つの解を持つ結果を分岐現象として捉え、数学的解析に向けた数値解析を行った。

第三章ではまず、スパイラルリエントリおよびBZ反応に関する先行研究のレビューを行い、反応および拡散の不均一性を実現する2種類のBZ反応、ルテニウム触媒の光感受性BZ反応とフェロイン触媒の陽イオン交換樹脂を用いたBZ反応について特徴と実験条件を著述する。反応の不均一性を実現した光感受性BZ反応では、不均一性の割合の増加に伴って、blocked wave propagation, spiral formation, planar wave propagationの3つの波の振る舞いが見られた。さらにスパイラル形成過程においては、場の不均一性が局所的に一方方向のパスを作り出し、それがスパイラルコアの起源となっていることがわかった。反応の不均一性を導入したOregonatorモデルによる数値計算においても、3つの波挙動が観察され、さらに反応場の不均一性が作り出す構造が、スパイラルコアの付近に一方方向性の伝播を自発的に生成することが明らかとなった。また、この一方方向性伝播はインヒビターの濃度勾配により生成されることを数理解析により明らかにした。一方、拡散の不均一性を実現した陽イオン交換樹脂を用いたBZ反応においても、同じ3つの波挙動が見られ、スパイラル形成においても一方方向性伝播の存在が観察された。拡散非一様場では、波伝播における時間遅れや伝播障害が一方方向性パスを作り出す原因として示唆された。FitzHugh-Nagumoモデルを用いた数理解析も含めて、全ての非一様興奮場システムにおいて興奮波の普遍的な3つの振る舞いが観察され、スパイラルが形成されるときには必ずスパイラルコアが生成されるところで一方方向パスが観察されることを明らかにした。最後に本研究で観察された一方方向性伝播をケミカルダイオードと関連させて議論する。

最後の章では、波とパターンダイナミクスについて、主に例にあげた2つの現象をもとに総括的な考察とまとめを行う。